[illegible]
BIBLIOTECA CENTRAL
CANJE
Bogotá, Colombia

Caldasia 17 (82-85): 501-508. 1995

COMPARACION FITOGEOGRAFICA ENTRE LAS MONTAÑAS DEL CENTRO DE MEXICO Y GUATEMALA

Alejandro Velázquez
Laboratorio de Biogeografía, Facultad de Ciencias, UNAM. C. P. 04510, México D. F., México.

Gerald Islebe
Laboratorio Hugo de Vries, Universidad de Amsterdam, Kruislaan 318, 1098 SM Amsterdam, Holanda.

Resumen

La definición de unidades fitogeográficas en Mesoamerica ha sido documentada a partir de los géneros vegetales compartidos. Este análisis originó el concepto de Megaméxico, el cual considera a las zonas montañosas del centro de México y las del norte de Guatemala como una unidad fitogeográfica afín. El estudio presente compara las (di)similitudes entre las comunidades de plantas que ocurren en el centro de México (Sierra Chichinautzin y Sierra Nevada) y las montañas del norte de Guatemala (Sierra de los Cuchumatanes y Cadena Volcánica). Para este objetivo se muestrearon 230 sitios en donde se efectuaron levantamientos botánicos según el método de Braun-Blanquet (1951). La definición de las comunidades de vegetación se realizó con ayuda de Twinspan. Adicionalmente, los datos fueron ordenados por medio de un análisis de correspondencia destendida (DCA) y también se calculó el índice Alfa de diversidad biológica de series logarítmicas para cada comunidad. Se identificaron cuatro comunidades comunes para las áreas de estudio, a saber: zacatonal, bosque de pino, bosque de abeto y bosque mixto. Las comunidades en la región guatemalteca se distribuyen 200 m abajo en elevación en comparación con las mexicanas. Esta diferencia se explica, parcialmente, por el llamado efecto de altura (Massenerhubengseffekt). El análisis de ordenación (DCA) permitió deducir diferencias ecológicas significativas entre las comunidades guatemaltecas y las mexicanas; mientras que la influencia climática sobre la distribución y las características propias de cada comunidad es prácticamente la misma. Los resultados sobre la diversidad biológica de cada comunidad indicaron que únicamente el bosque mixto mexicano (X64 ± 18) difiere significativamente del equivalente guatemalteco (X 28 ± 15). A manera de conclusión se puede decir que la autenticidad de Megaméxico como una unidad fitogeográfica cabe dentro de un contexto histórico-climático; mientras que las características ecológicas de cada país sugieren unidades independientes.

Abstrac

The phytogeographic units in mesoamerica has been supportes on the basis of floristic similarity between genera. Until now precise information on the resemblance between plants communities in the proposed Megamexico was scarse. This phytosociological study documents the affinities between plant communities within Megemexico, based on studies from mountain rabges in Mexico (Sierra Chichinautzin, Sierra Nevada) and Guatemalan mountain ranges (Sierra de Cuchumatanes, Cadena volcánica). Data, collected in the style of Braun-Blanquet during extensive field, were pooled into a single data set, and analyzed by using (1) TWINSPAN, for plant community classification, (2) ordination (DCA), alpha log series biodiversity-index to measure intergroup diversity, and (4) information on the altitudinal distribution of the vegetation belts. Clasification showed that four comunities were common to the two groups of mountain ranges, namely, alpine bunchgrass-land, pine forest, firforest and mixed forest. Along the altitudinal grandient Mexican communities are distributed 200 m higher than their Guatemalan equivalents. This appears to be an ilustration of the "Massenerhebungseffekt" DCA showed that first axis represents a set of minor diferences of closely related ecological factors (e.g. temperatura,precipitation) and the secon a humidity gradient. The biodiversity index showed that the Mexican mixed forest was significantly more diverse than Guatemalan mixed forest. From the present results, ecological conditions among moutain ranges in Meagamexico differed significantly. To conclude, phytogeographical units in Megamexico can better be defined an basis of both historical and ecological characteristics of the communities.

Introducción

Los estudios florísticos realizados durante las últimas decadas en la región Mesoamérica han permitido el desarrollo de investigaciones de tipo fitogeográfico. Al respecto, los resultados muestran similitudes substanciales entre las regiones montañosas de México y Guatemala (Steyermark, 1950; Knapp, 1965; Rzedowski, 1978; Rzedowski, 1991a; Gentry, 1982), Rzedowski (1991a) argumenta, con base en una afinidad genérica superior al 95%, que las zonas entre el sur de Estados Unidos hasta la depresión de Nicaragua constituyen una unidad fitogeográfica (Megaméxico). Esta unidad incluye una alta proporción de endemísmos y un ensamblaje Neártico-Neotrópical único (Rzedowski, 1991b). La estrecha semejanza a nivel genérico incluye dentro de una unidad fitogeográfica--Megaméxico 2--a las montañas del centro de México y las del norte de Guatemala. Las comunidades vegetales incluidas en una región fitogeográfica deben, teóricamente, tener un comportamiento similar a los factores histórico-climáticos y ecológicos (Brown, 1988; Myers & Giller, 1988). Así pues, para comprobar la afinidad fitogeográfica de Megaméxico 2 se requiere documentar la respuesta de las comunidades vegetales --de ambos paises-- a factores histórico-climáticos y ecológicos. Dentro de este marco conceptual, resulta interesante comparar las (di) similitudes entre las comunidades de plantas que se establecen en las montañas del centro de México y las montañas del norte de Guatemala. Esto último es la meta principal del presente trabajo.

Diversos autores han abordado esta tarea comparativa (Lauer & Klaus, 1975; Rzedowski, 1991a, 1991b), aunque la carencia de información detallada sobre la composición y estructura de las comunidades montanas guatemaltecas, ha restringido las investigaciones comparativas del tipo ecológico. Los autores, haciendo uso de los resultados de estudios fitosociológicos recientes realizados en México (Sierra Chichinautzin, Sierra Nevada) y Guatemala (Sierra de los Cuchumatanes and Cadena Volcánica), documentan la afinidad florística y ecológica de las comunidades vegetales presentes en el área de estudio (fig. 1).

Materiales y Métodos

Con base en los datos obtenidos de 230 levantamientos botánicos (sensu Braun-Blanquet, 1951) se procedió a identificar las comunidades de vegetación características de cada piso altitudinal dentro del área de estudio. El rango altitudinal muestreado va de los 2600 a los 4300 m para México y de los 3000 a los 4200 m para Guatemala. Las estimaciones de cobertura aérea de cada especie se transformaron a la escala de coberturas sugerida por Van der Maarel (1979). De esta forma las estimaciones fueron comparables y por lo tanto se trataron como datos de un sólo grupo. La definición de las comunidades vegetales se realizó con ayuda de Twinspan (Hill, 1979). Como resultado preliminar se distinguieron seis comunidades vegetales en las montañas guatemaltecas, de las cuales cinco son comunes a las de la región mexicana (Cuadro I). La descripción fitosociológica detallada de las comunidades guatemaltecas es dada por Islebe, Velázquez & Cleef, (en prensa) y de las mexicanas por Velázquez & Cleef, (1993). La escasez de estudios de tipo fitosociológico regionales en ambas zonas montañosas es la razón por la cual no se utilizó la nomenclatura oficial fitosociológica.

Para indagar las respuestas de estas comunidades vegetales a los factores hitórico-climáticos y ecológicos se utilizó un análisis de ordenación destendida, DCA (detrended correspondence analysis; Hill & Gauch, 1980). Para este análisis se recurrió a uso del programa denominado CANOCO versión 3.0 (Ter Braak, 1988). DCA es un análisis de ordenación indirecta que utiliza un algoritmo de correspondencia, el cual es muy adecuado para estudiar datos que siguen una distribución unimodal. Primero se obtubieron los valores de ordenación de los relevés que tipifican a cada comunidad a lo largo del primer y segundo ejes. Aquí, cada relevé adquiere un valor de ordenación a lo largo de un eje en donde, generalmente, el eje primero y se-

	México		Guatemala	
Características				
Localidades	Sierra Chichinautzin	Sierra Nevada	Cadena Volcánica	Sierra de los Cuchumatanes
Origen	Plioceno-Cuaternario	Plioceno-Cuaternario	Plioceno-Cuaternario	Cretáceo
Tipo de clima (Koeppen)	Cw	Cw	Cw	Cw
Precipitación media anual (altitud)	950 mm (3000m)	1187 mm (3550 m)	1475 mm (3000 m)	1270 mm (2500m)
Tipos comunes de vegetación		zacatonal 4000 - 4400 m Regosol *Calamagrostis tolucensis* *Lupinus montanus* *Arenaria bryoides-Festuca livida* 35 especies; 29 géneros; 12 familias	zacatonal 3900 - 4200 m Regosol *Calamagrostis vulcánica* *Lupinus montanus* *Arenaria bryoides-Luzula racemosa* 35 especies; 29 géneros; 12 familias	
	bosque de pino 2900-4000 m suelos someros (Litosol) *Muhlenbergia quadridentata-Pinus hartwegii* *Festuca tolucensis-Pinus hartwegii* 112 especies; 56 géneros; 25 familias		bosque de pino 3000-3800 m suelos someros (Litosol) *Muhlenbergia quadridentata-Pinus hartwegii* *Hypnum spp-Juniperus standleyi* 144 especies; 98 géneros; 41 familias	
	bosque mixto 3080 - 3500 m suelos someros (Litosol) *Muhlenbergia macroura-Alnus firmifolia-Pinus spp* 124 especies; 101 géneros; 37 familias		bosque mixto 2900 - 3300 m suelos someros (Litosol) *Thuidium delicatulum-Alnus firmifolia-Pinus hartwegii* 64 especies; 35 géneros; 22 familias	
	bosque de abetos 2400 - 3600 m suelos profundos sobre pendientes pronunciadas (Andosol) *Senecio angulifolius-Abies religiosa* *Senecio barba-johannis-Abies religiosa* 109 especies; 64 géneros; 23 familias		bosque de abetos 2800 - 3400 m suelos profundos sobre pendientes profundas (Andosol) *Thuidium delicatulum-Abies guatemalensis* 98 especies; 65 géneros; 24 familias	

Cuadro I. Descripción de las principáles características bióticas y abióticas de los tipos de vegetación comunes entre las montañas del centro de México y del norte de Guatemala.

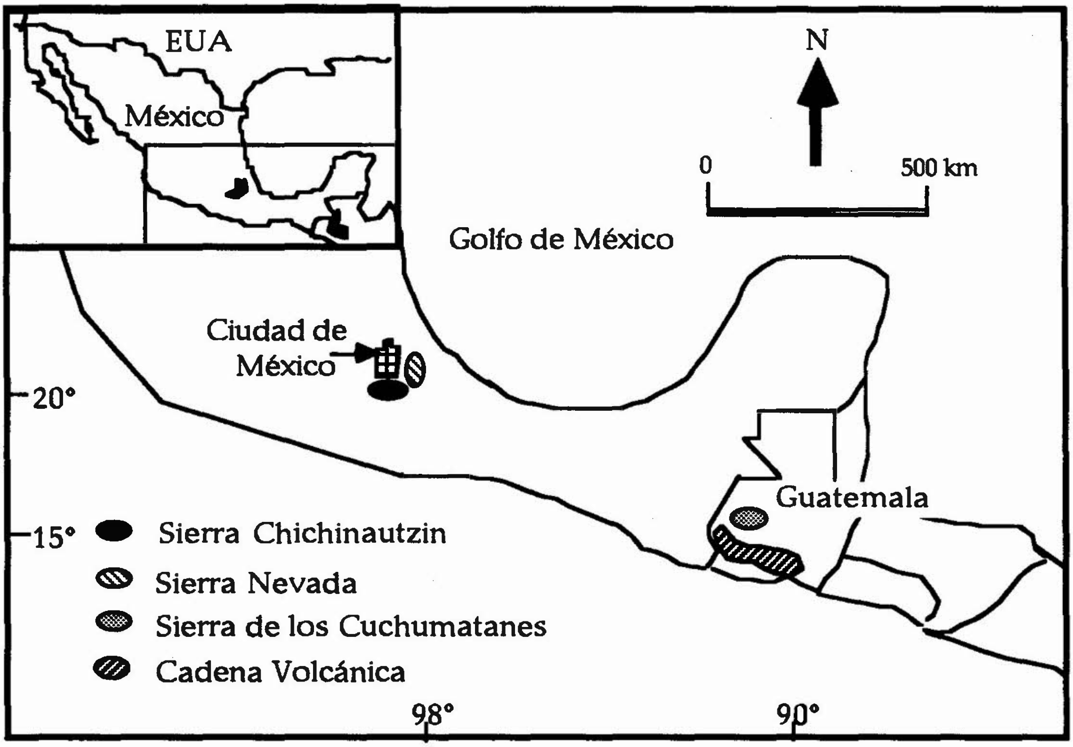

Figura 1. Localización de las cuatro zonas montañosas estudiadas y comparadas en este trabajo.

gundo explican mejor la variabilidad de los datos. Cada relevé esta asociado a una comunidad específica por lo cual se pueden agrupar los valores de ordenación de acuerdo con las comunidades. Es decir que cada comunidad estará caratcterizada por una media y una varianza obtenidas a partir de los valores de ordenación. De esta forma se procedió a calcular los límites de confianza por comunidad y así se probaron las (di)similitudes entre las comunidades estudiadas.

El índice Alfa de biodiversidad de series logarítmicas (LOGSERIE; Krebs, 1989) se calculó para cada una de las comunidades estudiadas. Este índice permite comparar sitios con pocas especies comunes y muchas raras, datos obtenidos a partir de un muestreo dirigido y es independiente del número de sitios muestreados (Krebs, 1989; Magurran, 1988). La prueba de chi-cuadrada (Sokal & Rohlf, 1987) se utilizó para determinar diferencias significativas entre los índices de biodiversidad de las comunidades afines. El nivel de $P< 0.05$ se consideró como significativo para todos los análisis.

Resultados y discusión

En total se incluyeron 480 especies de 141 géneros pertenecientes a 59 familias, de las cuales las más abundantes son las compuestas, seguidas por las gramíneas, rosáceas y cariofiláceas. Del análisis para identificar a las comunidades de vegetación (Twinspan; Hill, 1979) se reconocieron cinco tipos de vegetación zonal (sensu Walter, 1986) para cada país; de las cuales los zacatonales subalpinos mexicanos (*Festuca tolucensis*) y el bosque mixto de enebros-pinos guatemalteco (*Juniperus standleyi-Pinus hartwegii*) representan las comunidades exclusivas para cada región. Los cuatro tipos de vegetación restantes (zacatonal alpino, bosque de pino, bosque mixto y bosque de abetos) son similares principalmete en su fisionomía y aquí los denominados comunes. Las características propias de estos tipos comunes son mostradas en el Cuadro I, en donde se documenta la diversidad biológica de cada tipo a nivel específico, genérico y de familia y, en donde además se proporcionan los nombres de las principales comunidades que se incluyen en cada tipo de vegetación. De esta comparación se observan diferencias florísticas substanciales a nivel específico, mientras que a nivel genérico se acentúan las semejanzas (Rzedowski, 1991a). Las características abióticas generales para cada comunidad, por ejemplo el tipo de suelo, resultan ser muy parecidas en ambas regiones.

A través de la distribución altitudinal de los diversos tipos de vegetación se encontró que las comunidades guatemaltecas se distribuyen 200 m más abajo que las mexicanas (Cuadro I). Si se acepta el supuesto de que cada 100 m de intervalo altitudinal se modifica la temperatura ca. 0.5 °C (Lauer & Klaus, 1975; Ohngemach & Straka, 1983), los tipos de vegetación guatemaltecos se localizan en zonas ± 1 °C más cálidas que los tipos mexicanos. Esta pequeña diferencia en temperatura implica que la cantidad de agua disponible en ambas regiones también difiere. Más que causas directas, los autores sustentan estas diferencias en la distribución geográfica y en la masa continental que rodea a cada región estudiada. En otras palabras, el llamado efecto de altura (Massenerhebungseffeckt; Hastenrath, 1963; Hastenrath, 1974; Grubb, 1971), es más evidente en México, y es por eso que los tipos de vegetación mexicanos alcanzan mayores elevaciones (Islebe & VelAzquez, en prensa). Para corroborar este tipo de observaciones se hace necesario el estudiar la distribución altitudinal de los tipos de vegetación en zonas intermedias, por ejemplo La Sierra de Juarez en Oaxaca.

El análisis de ordenación exploratorio (DCA en CANOCO; Ter Braak, 1988) segregó significativamente los tipos de vegetación mexicanos de los guatemaltecos a lo largo del primer eje. Investigaciones anteriores (Velázquez, 1993) argumentan que la distribución de las comunidades mexicanas de la región estudiada está influenciada principalmente por la humedad del suelo y por la temperatura. De aquí se dedujó que el primer eje representa los factores ecológicos responsables de la distribución de las comunidades vegetales. En otras palabras, las comunidades vegetales mexicanas comunes a las guatemaltecas difieren ecológicamente entre si, ya que esto último exalta las diferencias florísticas de los tipos de vegetación de ambos países (fig. 2).

En contraste, la ordenación del segundo eje mostró amplias similitudes entre las comunidades afines de ambos paises. Comparativamente, el arreglo sobre el segundo eje--que sugiere un gradiente térmico--de los tipos de vegetación incluidos en este estudio muestran semejanzas con el arreglo de las comunidades mexicanas. Por la ordenación espacial de los tipos de vegetación sobre el segundo eje se pudo deducir que éste representa factores histórico-climáticos, ya que ambas regiones han estado expuestas a historias semejantes (fig. 2).

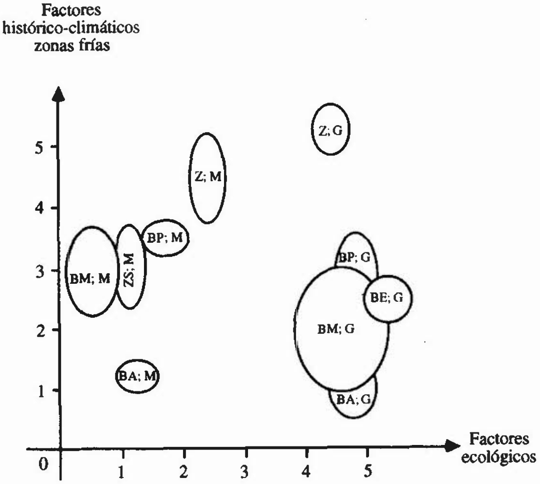

Figura 2. Diagrama de ordenación (DCA) de los tipos de vegetación de las montañas del centro de México y del norte de Guatemala. Los círculos incluyen el intervalo de confianza a un nivel de 95% para cada tipo de vegetación. La simbología dentro del círculo representa: Z=zacatonal; ZS= zacatonal subalpino; BP=bosque de pino; BA=bosque de abeto; BM=bosque mixto; BE= bosque de enebro y pino; M= México; G= Guatemala.

Es importante recordar que el significado de los ejes de ordenación es un resultado deductivo. Una forma de corroborar las inferencias en cuanto a el significado de los ejes de ordenación es a partir de análisis directos (Ter Braak, 1988) . Para este tipo de análisis es necesario contar con información de las variables por unidad de muestreo y ejecutar análisis de regresión entre ejes y valores de las variables. Este tipo de análisis es recomendado para trabajos futuros ya que en este estudio no se contó con la disponibilidad de los datos necesarios.

En el renglón de la diversidad biológica se encontró que los tipos comunes de vegetación para ambos paises no difieren substancialmente, con la excepción del bosque mixto mexicano, que es más diverso que su equivalente guatemalteco (fig. 3). Una posible causa de esta diferencia es la secuencia sucesional de las comunidades en cada país, ya que el bosque mixto mexicano está más perturbado--medido por la presencia y alta frecuencia de especies indicadoras de fuego, pastoreo y tala-- que el guatemalteco, en donde estas especies indicadoras de perturbación no están o son raras. Es decir, los bosques mixtos mexicanos se mantienen en estados sucesionales tempranos por las perturbaciones humanas, lo cual enriquece las comunidades en términos de número de especies ruderales normalmente no encontradas en situaciones inalteradas. Sin embargo, en número de especies vegetales en las situaciones climax se disminuye ya que las comunidades no alcanzan el máximo de desarrollo. A medida que las comunidades guatemaltecas en estadios tempranos sucecionales se enriquezcan de especies favorecidas por las acciones humanas se harán más semejantes a las comunidades mexicanas. Esta situación parece ser lo predecible dado la alta incidencia de perturbación que se lleva a cabo en las montañas guatemaltecas.

A manera de conclusión general se puede decir que la distribución geográfica de los tipos de vegetación de las zona de estudio ha sido influenciada de manera muy similar por factores histórico-climáticos. Además, los resultados del presente estudio sugieren que estos tipos de vegetación responden diferencialmente a factores ecológicos; por lo tanto, sus intervalos de distribución altitudinal y sus características florísticas los tipifican como unidades independientes.

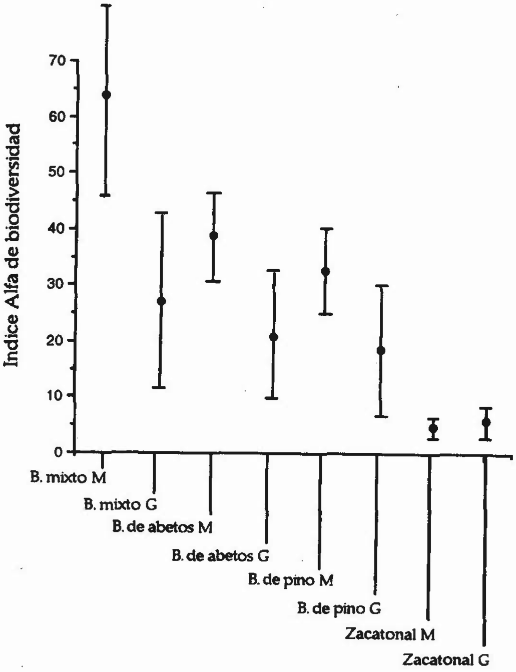

Figura 3. Indice Alfa de biodiversidad de series logarítmicas calculado para cada uno de los tipos de vegetación comunes entre las montañas del centro de México y del norte de Guatemala (M=México; G=Guatemala).

Agradecimientos

La UNAM, México aportó finaciamiento para el trabajo desarrollado en México, y la Gottlieb Daimler und Karl Benz-Stiftung, Ladenburg, Alemania para el trabajo en Guatemala. Apoyo logístico se obtuvo de la Universidad de Amsterdam, Holanda y de CONAP de la Ciudad de Guatemala. J. Luteyn y H. Balslev motivaron la materialización de este documento. Hacemos extensivo nuestro agradecimiento a A. M. Cleef, J. Rzedowski, M. Kappelle y colaboradores del Laboratorio de Biogeografía, Facultad de Ciencias, UNAM, por su apoyo durante en desarrollo de este estudio.

Literatura citada

Braun-Blanquet, J. 1951. Pflanzensoziologie, Grundzüge der Vegetationskunde. Second Edition. Springer, Vienna, New York.

Brown, J. H. 1988. Species Diversity. In: A. Myers & P. Giller (eds.) Analytical Biogeography. Chapman & Hall.

Gentry, A. 1982. Neotropical floristic diversity: phytogeographical connections between Central and South America, Pleistocene climatic fluctuations, or an accident of the Andean orogeny? *Ann. of Missouri Bot. Gard.* **69**, 557-593.

Grubb, P. 1971. Interpretation of the "Massenerhebung" effect on tropical mountains. *Nature* **229**: 44-45.

Hastenrath, S. 1963. Certain aspects of the three-dimensional distribution of climate and vegetation belts in the mountains of Central America and Southern Mexico. *Z. Geogr.* **98**: 122-130.

Hastenrath, S. 1974. Spuren pleistozäner Vereisung in den Altos de Cuchumatanes, Guatemala. Eiszeitalter und Gegenwart (25): 25-34.

Hill, M. & H. G. Gauch. 1980. Detrended Correspondence Analysis: an improved ordination technique. *Vegetatio* **42**: 47-58.

Hill, M. 1979. TWINSPAN- A Fortran program for Detrended correspondence analysis and reciprocal averaging. Ithaca, NY.: Cornell University.

Islebe, G. & A. Velázquez. Affinity among mountain ranges in Megaméxico: a phytogeographic scenerio. *Vegetatio* (en prensa).

Islebe, G., Velázquez, A. & A. M. Cleef. Study of coniferous high land communities of Guatemala: phytosociological approach. *Vegetatio* (en prensa).

Knapp, R. 1965. Die Vegetation von Nord- und Mittelamerika und der Hawaii-Inseln. G. Fischer Verlag.

Krebs, C. J. 1989. Ecological Methodology. Harper & Row.

Lauer, W. & D. Klaus. 1975. Geoecological investigations on the timberline of Pico de Orizaba, Mexico. *Arctic and Alpine Research* **7**: 315-330.

Magurran, A. E. 1988. Ecological diversity and its measurement. University Press, Cambridge.

Myers, A. & P. Giller. 1988. Analytical Biogeography. Chapman & Hall.

Ohngemach, D. & H. Straka. 1983. Beiträge zur Vegetations- und Klimageschichte im Gebiet von Puebla-Tlaxcala. Pollenanalysen im Mexiko-Projekt. Franz Steiner Verlag, Wiesbaden.

Rzedowski, J. 1978. La vegetación de México. Limusa, México.

Rzedowski, J. 1991a. Diversidad y origenes de la flora fanerogámica de México. *Acta Botanica Mexicana* **14**:3-21

Rzedowski, J. 1991b. El endemismo en la flora fanerogámica mexicana: una apreciación analítica preliminar. *Acta Bot. Mexicana* **14**:47-64.

Sokal, R & F. Rohlf. 1987. Introduction to Biostatistics. 2. ed. Freeman.

Steyermark, J. 1950. Flora de Guatemala. *Ecology* **31**:368-372.

Ter Braak, C. J. F. 1988. CANOCO a Fortran program for canonical community ordination by partial detrended canonical correspondence analysis, principal component analysis and redundancy analysis. TNO Institute of Applied Computer Sciences, Wageningen.

Van der Maarel, E. 1979. Transformation of cover-abundance values in phytosociology and its effects on community similarity. *Vegetatio* **39**: 97-114.

Velázquez, A. & Cleef, A.M. 1993. Plant communities of the volcanoes "Tláloc" and "Pelado", Mexico. *Phytocoenologia*, **22** (2): 145-191.

Velázquez, A. 1993. Landscape ecology of Tláloc and Pelado volcanoes, Mexico. ITC Publication N. 16.

Walter, H. 1986. Allgemeine Geobotanik. UTB 284. Ulmer .